УДК 591.4:597.553.1(28)

П. Г. Шевченко, А. Я. Щербуха, Н. В. Коваль, В. Н. Колесников

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЮЛЬКИ АЗОВСКО-ЧЕРНОМОРСКОЙ (OSTEICHTHYES, CLUPEIDAE) ПРИ ЕЕ НАТУРАЛИЗАЦИИ В ДНЕПРОВСКИХ ВОДОЕМАХ

Морфобіологічна мінливість тюльки азовсько-чорноморської (Osteichthyes, Clupeidae) при її натуралізації в дніпровських водосховищах. П. Г. Шевченко, А. Я. Щербуха, Н. В. Коваль, В. Н. Колесников.— Стихійно вселена з пониззя Дніпра, *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Nordmann) утворила в Кременчуцькому водосховищі ізольоване стадо, яке належить, як і стада інших водосховищ Дніпра, до номінативного підвиду.

Ключові слова: Osteichthyes, Clupeidae, натуралізація, Дніпро, водосховища, Україна.

Morphobiological Variability of Clupeonella cultriventris cultriventris (Osteichthyes, Clupeidae) at its Naturalization in the Dniper Reservoirs. Shevchenko P. G., Shcherbukha A. Ya., Koval M. V., Kolesnikov V. M.— Spontaneously introduced from the lower Dniper, *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Nordmann) have formed a relatively isolated population in the Kremenchug reservoir, representing, as well as in other Dnieper reservoirs, the nomenotypic subspecies.

Key words: Osteichthyes, Clupeidae, naturalization, Dnieper, reservoirs, Ukraine.

Тюлька азовско-черноморская *Clupeonella cultrriventris cultriventris* (Nordmann), стихийно проникшая в днепровские водохранилища из Днепровско-Бугского лимана и низовья Днепра, стала в них одним из наиболее массовых видов рыб. Имеющиеся данные свидетельствуют о широкой биологической и морфологической пластичности данного вида, его способности к образованию локальных стад, что позволяет ему обитать в значительном экологическом диапазоне (Владимиров, 1950; Световидов, 1952; Чернышенко, 1953; Смирнов, 1967; Шаронов, 1969; Егерева, 1970; Доброволова, 1977; Павлов, 1980 и др.). В связи с этим определенный интерес представляет исследование направления и величины изменчивости морфобиологических признаков азовско-черноморской тюльки при ее натурализации в днепровских водохранилищах, в частности на примере Кременчугского водохранилища, являющегося одним из наиболее крупных в днепровском каскаде.

Материал и методика. Материал собран в 1985 г. в различных частях Кременчугского водохранилища и низовья Днепра. Сравниваемые группы рыб отбирались в одинаковые сроки, каждая из которых насчитывала 25 экз. Морфометрически исследовано 225 особей. Измерения проводили по 35 признакам по общепринятой схеме для семейства сельдевых (Световидов, 1952; Правдин, 1966). Определялись также размер икры, вес гонад, плодовитость, коэффициент зрелости и др. После завершения камеральной обработки материал исследован статистически (Рокицкий, 1961; Плохинский, Маркелова, 1978), для чего применялись программы с использованием микроЭВМ. Для оценки степени сходства (различия) между исследуемыми группами рыб использован таксономический анализ Е. С. Смирнова (1969). Степень фенотипической изменчивости определена с помощью метода экологических профилей (Яблоков, 1987; Яблоков, Ларина, 1985), фенотипического полиморфизма популяций — методом В. В. Черепанова (1986). При сравнении популяций уровень изменчивости определяли при помощи коэффициента различия CD (Майр, 1971).

В статье приняты следующие обозначения: масса тела — P, г; коэффициент упитанности по Фультону — $K_{у.ф.}$, по Кларк — $K_{у.к.}$; длина тела по Смитту — l(Sm.), см; количество лучей в спинном плавнике — D, в анальном — A; количество тычинок на первой жаберной дуге — sp. br., позвонков — vert., брюшных шипиков — epin. vent. Индексы пластических признаков, выраженные в % длины тела, обозначены следующим образом: наибольшая высота тела — H, наименьшая — h, антедорсальное расстояние — aD, антеанальное — aA, антевентральное — aV, постдорсальное — pD, длина хвостового стебля — pl, расстояние между пекторальными и вентральными плавниками — PV, между вентральными и анальным — VA, высота спинного плавника — hD, анального — hA, длина спинного плавника — lD, анального — lA, верхней и нижней лопастей хвостового плавника — соответственно lC_1 и lC_2, головы — lc, грудного плавника — lP, брюш-

Таблица 1. Изменчивость морфобиологических признаков тюльки различных участков Кременчугского водохранилища

Tabl. 1. Morphobiological characters varianion of Clupeonella in different parts of the Kremenchug Reservoir

Признак	Участки водохранилища						M diff.		
	нижний		верхний		средний		1—2	1—3	2—3
	M_1	± m	M_2	± m	M_3	± m			
P, г	1,82	0,09	1,43	0,05	1,59	0,06	3,79	2,13	2,05
K_y.Ф.	1,04	0,02	0,91	0,01	1,03	0,01	5,81	0,45	8,49
K_y.К.	0,77	0,02	0,69	0,01	0,74	0,01	3,58	1,84	3,54
l(Sm.), см	5,75	0,07	5,38	0,05	5,35	0,05	2,21	2,56	0,42
В % длины тела									
H	23,26	0,27	19,91	0,19	23,24	0,16	10,15	0,64	13,41
aA	68,63	0,30	68,09	0,18	69,27	0,26	1,54	1,61	3,73
pD	35,24	0,32	36,30	0,25	35,93	0,34	2,61	1,48	0,88
PV	28,91	0,28	27,94	0,17	29,00	0,17	2,96	0,28	4,41
VA	18,34	0,20	17,11	0,18	18,07	0,16	4,57	1,05	3,99
pl	8,81	0,21	9,62	0,13	9,04	0,10	3,28	0,99	3,54
hD	16,47	0,38	15,40	0,25	16,52	0,22	2,35	1,14	3,36
hA	7,11	0,16	6,50	0,10	7,18	0,13	3,23	0,34	4,15
lP	15,11	0,21	15,64	0,13	15,95	0,15	2,15	3,25	1,56
lC_2	22,07	0,22	21,24	0,12	21,24	0,16	3,31	3,05	0,00
В % длины головы									
hC	81,27	0,91	69,23	0,85	71,44	0,88	9,67	7,77	1,81
lr	30,04	0,39	28,15	0,34	28,78	0,22	3,65	2,81	1,56
do	24,80	0,30	26,42	0,22	25,39	0,26	4,35	1,49	3,02
mx	41,67	0,40	40,56	0,47	39,15	0,36	1,80	4,68	2,38

ного — IV. Пластические признаки, выраженные в % длины головы, обозначены так: высота головы — hc, заглазничное пространство — po, диаметр глаза горизонтальный — do, ширина лба — io, длина рыла — lr, верхней и нижней челюстей — соответственно mx и mn.

Результаты исследований и обсуждение. При сравнении индексов меристических признаков групп тюльки из различных участков Кременчугского водохранилища достоверных различий между ними не установлено, однако величина изменчивости пластических признаков с высокой степенью достоверности установлена по большинству показателей. У групп тюльки нижнего и среднего участков водохранилища в сравнении с группой из верхнего участка заметно выше высота тела и головы, коэффициент различия (CD) составил соответственно 1,48 и 1,90, т. е. степень различия достигает подвидового уровня. Кроме того, у особей указанных двух групп по сравнению с группой рыб из верхней части водохранилища длиннее антеанальное расстояние, расстояния PV и VA, длиннее хвостовой стебель, выше анальный и спинной плавники (табл. 1). Группа особей из нижней части водохранилища по сравнению с рыбами из верхнего и среднего участков имеет более длинные верхнюю лопасть хвостового плавника и стебля и более высокую голову (коэффициент различия CD составляет 1,40, т. е. также достигает подвидового уровня). В связи с тем, что в верхней части водохранилища в некоторой степени сохранились речные условия, обитающая на этом участке тюлька характеризуется более удлиненным телом, что свойственно рыбам, проводящим значительную часть жизни на течении (Никольский, 1974). Кроме того, в вершине водоема зоопланктон — основной корм тюльки — обеднен (Гусынская, 1985; Шерстюк и др., 1986), в связи с чем рыбы, обитающие в данном районе, характеризуются более низкими показателями массы тела и коэффициента упитанности. Отмеченная изменчивость признаков тюльки в пределах

Таблица 2. Таксономические отношения (t) между отдельными стадами тюльки Кременчугского водохранилища и низовья Днепра

Table 2. Taxonomic relation (t) between Clupeonella populations of Kremenchug Reservoir and Lower Dniper

Стадо	S_1	S_2	S_3
S_1	+1,02	−0,63	−0,39
S_2	−0,63	+1,11	−0,48
S_3	−0,39	−0,48	+0,87

Стадо	S_1	S_2	S_3	S_4
S_1	+0,90	−0,17	−0,13	−0,60
S_2	−0,17	+0,81	−0,14	−0,48
S_3	−0,13	−0,14	+0,73	−0,46
S_4	−0,60	−0,50	−0,46	+1,56

Примечание. S_1 — стадо из нижнего участка, S_2 — из верхнего, S_3 — из среднего участка Кременчугского водохранилища, S_4 — из низовья Днепра.

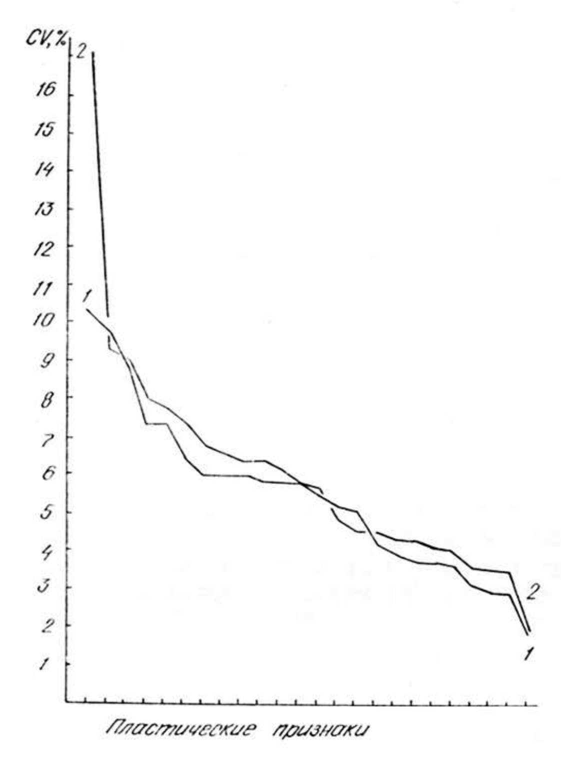
только одного водохранилища подтверждает заключения о широкой морфологической и экологической пластичности этого вида (Владимиров, 1951).

Одновременно группы тюльки из разных участков Кременчугского водохранилища характеризуются определенной обособленностью (табл. 2): ни одна группа рыб не имеет положительных связей с другими, наибольшей оригинальностью обладает группа из верхнего, меньшей — из нижнего и средней — со среднего участков водохранилища. И одновременно ни одна из групп рыб Кременчугского водохранилища не имеет ничего общего с тюлькой из низовья Днепра. Последнее, вероятно, обусловлено тем, что обмен между материнской популяцией и популяцией из Кременчугского водохранилища практически не осуществляется, а каждая популяция развивается изолированно. Принимая во внимание короткоциклость тюльки, ее популяции, развиваясь в определенных замкнутых акваториях, приобрели черты, по которым они отличаются друг от друга.

При сравнении морфобиологических признаков групп тюльки низовья Днепра и Кременчугского водохранилища выявлены достоверные различия по многим показателям. Так, у группы из водохранилища по сравнению с таковой из низовья Днепра длиннее постдорсальное расстояние, хвостовой стебель, заглазничное пространство и шире лоб. Одновременно у нее короче основание и высота спинного плавника, длина грудного, брюшного и хвостового плавников, а также короче голова, рыло, верхняя и нижняя лопасти хвостового плавника. По данным П. И. Павлова (1980), тюлька, освоившая Каховское водохранилище, отличается от тюльки из низовья Днепра по другим признакам. Эти же группы из Кременчугского водохранилища и низовья Днепра различаются и по коэффициенту упитанности. Однако абсолютные значения всех исследованных признаков оказались ниже уровня, предъявляемого для выделения подвидов (максимальное значение CD=0,86) (табл. 3). Несмотря на это, группы тюльки низовья Днепра и Кременчугского водохранилища морфологически хорошо различаются, о чем свидетельствуют и результаты таксономического анализа (табл. 2). Это подтверждают отрицательные значения коэффициентов таксономического сходства (различия). Его степень у всех групп не одинакова: минимальная у группы тюльки внутри Кременчугского водохранилища и максимальная — у группы из низовья Днепра. Все изложенное сви-

детельствует о наличии локальных стад тюльки внутри Кременчугского водохранилища, обособленных от популяции из низовья Днепра. Это хорошо заметно по данным фенотипической изменчивости пластических признаков групп тюльки из этих водоемов. Причем максимальные значения установлены для индекса длина основания спинного плавника (рисунок).

Кроме значительных различий по морфологическим признакам, тюлька водохранилища отличается от таковой из низовья Днепра более крупными икринками в ястыках, диаметр которых соответственно составляет 0,26—0,31 и 0,22—0,28 мм, большей индивидуальной относительной плодовитостью, которая соответственно равна 2875—5498 и 2401—3299 шт., большей массой гонад, составляющей соответственно 0,308 и 0,299 г и большим коэффициентом зрелости, равным соответственно 7,51 и 6,80 %.



Сравнение группы пластических признаков тюльки Кременчугского водохранилища *(1)* и низовья Днепра *(2)*, ранжированных в порядке уменьшения величины С.
Comparison of Clupeonella plastic characters group from Kremenchug Reservoir *(1)* and Lower Dnieper *(2)*, arranged in C value decrease.

С другой стороны, несмотря на существенные различия морфобиологических признаков тюльки низовья Днепра и Кременчугского водохранилища, анализ фенотипических различий свидетельствует об их близком генетическом родстве (Черепанов, 1986). Так, обе рассматриваемые популяции имеют очень близкие абсолютные значения коэффициента фенотипического различия (d равно соответственно 3,79 и 4,00) и фенотипического разнообразия (CV_d равно соответственно 26,4 и 25,0 %). Это подтверждает общность генетической и фенотипической структуры тюльки, обитающей в относительно изолированных и географически удаленных друг от друга водоемах.

Однако, как показал всесторонний анализ морфобиологических признаков сравниваемых групп тюльки, изменчивость их в целом значительно ниже величин, установленных для выделения даже подвидов. По-видимому, при натурализации данного подвида в сообщества живого мира днепровских водохранилищ происходит процесс активного формообразования, обусловленный широкой внутренней экологической и морфологической пластичностью самой тюльки. В Кременчугском водохранилище она характеризуется такими диагностическими признаками: D II—III (M=III), 10—13 (M=12,08±0,05; A II—III (III), 12—18 (M=15,59±0,11); vert. 41—44 (M=43,16±0,08); sp. br. 44—56 (M=48,99±0,20); epin. ventr. 24—30 (M=27,59±0,12). Эти признаки полностью укладываются в диагностические признаки подвида азовско-черноморская тюлька, приведенные П. И. Павловым (1980): D III—IV (M=IV) 9—14 (M=11,60±0,05); A II—IV (V)

Таблица 3. Изменчивость морфобиологических признаков тюльки низовья Днепра (M_1) и Кременчугского водохранилища (M_2)

Table 3. Morphobiological characters variation in Clupeonella of the Lower Dnieper (M_1) and Kremenchug Reservoir (M_2)

Признак	n=25		n=25		M diff.	CD
	M_1	±m	M_2	±m	1—2	1—2
P, г	1,56	00,9	2,21	0,09	5,11	0,73
$K_{у.к}$	0,62	0,01	0,71	0,01	6,36	0,75
l(Sm.), см	5,54	0,08	6,16	0,10	4,84	0,69
vert.	42,00	0,19	42,88	0,21	3,11	0,45
В % длины тела						
pD	34,18	0,30	35,64	0,29	3,50	0,15
lD	15,17	0,53	13,11	0,16	3,72	0,60
nD	18,69	0,25	17,00	0,20	5,28	0,75
lP	18,05	0,18	16,46	0,19	6,08	0,86
lV	10,95	0,13	10,30	0,15	3,27	0,46
lC_1	21,35	0,19	20,30	0,19	3,91	0,54
lC_2	23,08	0,21	21,87	0,17	4,48	0,64
lc	24,38	0,17	23,32	0,15	4,68	0,66
В % длины головы						
lr	31,37	0,33	28,99	0,36	4,87	0,69
po	44,84	0,40	46,63	0,28	3,67	0,53
io	19,08	0,35	20,75	0,37	3,28	0,46

(M=III) 12—19 (M=15,95±0,07), vert. 40—45 (M=42,40±0,05); sp. br. 42—60 (M=50,66±0,21); epin. ventr. 23—30 (M=27,07±0,08).

Таким образом, в Кременчугском водохранилище, как и в других днепровских водохранилищах, тюлька представлена локальными стадами, характеризующимися определенными морфологическими признаками и биологическими особенностями. Ее популяции пребывают на разных стадиях формообразования, которые сохраняют генетическое родство с популяцией-основательницей — тюлькой низовья Днепра, обладающей широкими приспособительными возможностями. Тюлька низовья Днепра за период натурализации в водохранилищах Днепра, т. е. с 1956 г., когда была сооружена плотина Каховской ГЭС, по 1985 г., когда она исследована в Кременчугском водохранилище, освоив, кроме того, акватории Каховского, Запорожского, Днепродзержинского и других водохранилищ, достигла таксономического ранга не выше экологической формы подвида тюлька азовско-черноморская — *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Nordmann).

Владимиров В. И. Тюлька бассейна р. Днестра // Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР.— 1950.— Вып. 25.— С. 5—63.
Владимиров В. И. Дивергенция тюльки (Clupeonella delicatula delicatula (Nordm.) бассейна Днестра и ее причины // Зоол. журн.— 1951.— **30**, вып. 6.— С. 578—585.
Гусынская С. Л. Роль зоопланктона в формировании биопродуктивности Кременчугского водохранилища.— Киев, 1985.— Деп. в ВИНИТИ, № 5647 В85 деп., 27.
Доброволова С. Г. Электрофоретические исследования мышечных миогенов обыкновенных тюлек (род Clupeonella Kessler) в связи с их систематикой // Докл. Болгар. АН.— 1977.— **30**, № 10.— С. 1471—1474.
Егерева И. В. Тюлька // Тр. Татарск. отд. Гос. н.-и. ин-та озер. и речн. рыб. х-ва.— 1970.— **11**.— С. 106—107.
Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М. : Мир, 1971.— 454 с.
Никольский Г. В. Экология рыб.— М. : Высш. шк., 1974.— 357 с.
Павлов П. И. Личинкохордові (асцидії, апендикулярії), безчерепні (головохордові), хребетні (круглороті, хрящові риби, костисті риби — осетрові, оселедцеві, анчоусові, лососеві, харіусові, щукові умброві).— К. : Наук. думка, 1980.—352 с.— (Фауна України; Т. 8. Риби. Вип. 1).
Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб.— М. : Пищев. пром.-сть, 1966.— 376 с.
Плохинский Н. А., Маркелова И. О. Определение достоверности расхождения двух эм-

пирических распределений // Методы современной биометрии.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1978.— С. 188—193.
Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов.— Минск, 1961.— 222 с.
Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae).— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1952.— 331 с.— (Фауна СССР. Рыбы; Т. 2. Вып. I. Нов. сер. № 48).
Смирнов А. И. Сравнительная характеристика тюльки придунайских водоемов // Гидробиол. журн.— 1967.— **3**, № 2.— С. 49—56.
Смирнов Е. С. Таксономический анализ.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1969.— 187 с.
Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных.— Новосибирск : Наука, 1986.— 239 с.
Чернышенко А. С. Материалы по морфологии и биологии тюльки Бугского лимана (Ю. Буг) // Сб. биол. фак-та Одесск. ун-та, 1953.— **47**.— С. 119—127.
Шаронов И. В. Расширение северных границ ареала тюльки // Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1969.— **4**.— С. 15—19.
Шерстюк В. В., Гусынская С. Л., Сергеев А. И. и др. Роль вселенцев каспийской и северной фауны в питании рыб Кременчугского водохранилища.— Киев, 1986.— Деп. в ВИНИТИ, № 154-В деп., 36.
Яблоков А. В. Популяционная биология : Учебн. пособие для биологов спец. вузов.— М. : Высш. шк., 1987.— 303 с.
Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций.— М. : Высш. шк., 1985.— 159 с.

Институт гидробиологии НАН Украины
Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 06.04.92

В 1993—1994 гг. в издательстве «Наукова думка» планируется опубликовать следующие монографии:

ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL, BIOCHEMICAL AND EVOLUTIONARY GROUNDS OF INSECT COOL RESISTANCE. GENSITSKY I. P. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ, БИОХИМИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСНОВЫ ХОЛОДОСТОЙКОСТИ НАСЕКОМЫХ. ГЕНСИЦКИЙ И. П.

Исходя из позиций современной теории эволюции, генетики, биохимии, физиологии и экологии обсуждается проблема холодостойкости насекомых. Как система защиты длительного переживания насекомых в условиях низких минусовых температур, холодостойкость впервые рассматривается в неразрывной связи с такими механизмами синхронизации развития организма как фотопериодическая реакция, диапауза и энергетический обмен. На основании данных, полученных методами ЯМР-спектроскопии, масспектроскопии и дифференциально-термического анализа, разработана оригинальная классификация систем холодостойкости насекомых. Рассматриваются популяционные аспекты этой проблемы.

SMALL MAMMALS OF EASTERN EUROPE. TOPACHEVSKY V. A. (Ed.) // МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. КОЛЛЕКТИВ АВТОРОВ, ПОД РЕД. ТОПАЧЕВСКОГО В. А.

Материалы по фаунистике, систематике и таксономии насекомоядных, зайцеобразных и грызунов из местонахождений миоцена, плиоцена и плейстоцена. Ревизия отдельных древних групп; установлены их филогенетические взаимосвязи. Изучены вопросы становления ареалов современных видов, отдельные вопросы зоогеографии, кариологии, морфологии и экологии этих видов, определена роль и особенности антропогенного воздействия на характер состояния современной микротериофауны Восточной Европы; приводятся результаты исследования динамики их биологического разнообразия.

A GUIDE TO SIMULIID FLIES OF THE UKRAINE. USOVA Z. V. // ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ МОШЕК (SIMULIDAE) УКРАИНЫ. УСОВА З. И.

Заказы можно оформить по адресу:
252601, Киев-30 Институт зоологии АН Украины Информационно-издательский отдел